

УДК 576.895.425 : 591.342

© 1991

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ОНТОГЕНЕЗА ТРОМБИДИФОРМНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES : ACTINEDIDA)

А. Б. Шатров

В статье впервые в сравнительном плане рассмотрены принципиальные особенности, характеризующие индивидуальное развитие тромбидиформных клещей субкогорты *Parasitengona*, в основном на примере морфологического анализа процессов, сопровождающих онтогенез клещей-краснотелок (сем. *Trombiculidae*). Показана взаимосвязь онтогенеза с так называемым метаморфозом, а также личиночным паразитизмом у этой группы клещей. Критически проанализирована терминология, освещая основные этапы развития тромбидиформных клещей. Рассмотрение этих проблем проводится в филогенетическом аспекте.

Одной из центральных проблем акарологии являются изучение и интерпретация особенностей и эволюции онтогенеза различных групп клещей. Имеющихся в настоящее время литературных данных, однако, недостаточно, чтобы подтвердить или опровергнуть существующие противоположные точки зрения на природу онтогенеза у этих паукообразных. Для решения выдвинутой задачи потребуется глубокое критическое рассмотрение морфологии, в том числе электронно-микроскопической анатомии различных систем органов на протяжении индивидуального развития представителей важнейших эволюционных направлений клещей, т. е. переход на новый качественный уровень.

Детальное морфологическое обоснование онтогенеза у тромбидиформных клещей, выделяемых согласно последней классификации (Krantz, 1978) в подотряд *Actinedida*, и в первую очередь представителей субкогорты *Parasitengona*, имеющих выраженные покоящиеся стадии в развитии, крайне важно для эволюционной и сравнительной акарологии, где различного рода обобщения значительно опережают конкретные данные (Наммен, 1975; Вайнштейн, 1978). Прежде всего необходимо выяснение природы и глубины метаморфоза — явления, ни объем, ни сущность которого до недавнего времени оставались неизвестными, а также степени редукции (выпадения) промежуточных стадий онтогенеза, которая постулируется (Вайнштейн, 1978) для клещей надсем. *Trombidioidea*. При этом нужно установить истинный статус покоящихся стадий в онтогенезе, без чего любые построения онтогенетического и филогенетического плана не могут рассматриваться как достоверные.

Основная задача настоящей работы заключается в том, чтобы кратко рассмотреть некоторые из упомянутых выше проблем, используя полученные нами морфологические данные по разным fazам онтогенеза и жизненному циклу краснотелковых клещей (сем. *Trombiculidae*).

ОНТОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ

В настоящее время общепризнано, что в исходном виде жизненный цикл акариiformных клещей, насчитывал шесть постэмбриональных свободноживущих стадий (возрастов), которые ныне в силу особенностей развития,

главным образом временной редукции IV пары ног у ранних стадий, подразделяются на две личиночные и четыре постларвальные (Reuter, 1909; Walter, 1917; Grandjean, 1938; Knulle, 1961; Hammen, 1964, 1968; Böttger, 1977; Ситникова, 1978, и др.). В данный исторический период вследствие обогащения яйца желтком, в чем усматривается эволюционная тенденция к сокращению сроков онтогенеза (Reuter, 1909; Knulle, 1961; Böttger, 1977), у большинства тромбидиформных клещей первая личиночная стадия в различной степени эмбрионизирована (лецитотрофная афагия) и называется предличинкой (Grandjean, 1938), которую и до настоящего времени нередко ошибочно трактуют как «deutovum» — вторичное яйцо (Бэкер, Уартон, 1955). Кроме того, у ряда групп, в частности из субкогорт *Raphignathae* и *Anystae*, из трех нимфальных стадий —proto-, дейто- и тритонимфы — некоторые полностью утрачиваются, а у клещей субкогорт *Parasitengonae*, как правило, первая и третья редуцируются, становясь неподвижными. Проблема редукции стадий в онтогенезе оказалась наиболее сложной для исследователей. Трактовка этих стадий, их обозначение и границы приобретали самое различное толкование (Henking, 1882; Böttger, 1977). Тем не менее уже давно было верно подмечено (Henking, 1882), что так называемые аподермы, или оболочки покоящихся стадий, в том числе и дейтонума, не что иное, какrudименты ранее хорошо развитых свободноживущих возрастов (Korschelt, Heider, 1892; Trägårdh, 1904; Reuter, 1909; Walter, 1917).

Однако весьма распространенной ошибкой, вытекающей из незнания внутреннего строения, явилось представление о том, что только кутикулы (аподермы) сохранились от когда-то активных прото- и тритонимф (Walter, 1917; Böttger, 1977, и др.). Отсюда ошибочное суждение об отсутствии линьки личинки в протонимфе и дейтонимфе в тритонимфе, вследствие чего, как считается, протонимфа заключена в личиночную кутикулу, а тритонимфа — в дейтонимфальную (Böttger, 1977).

В онтогенезе краснотелковых клещей — крупной группы, занимающей одно из центральных мест в субкогорте *Parasitengonae* и характеризующейся паразитизмом личинок на позвоночных животных, представлены три покоящиеся стадии, которые обычно обозначали как дейтонум, нимфохризалис и имагохризалис (Wharton, 1946; Бэкер, Уартон, 1955; Simonovà, 1983, и др.). Сходное развитие наблюдается у тромбидиид (сем. *Trombidiidae*) и многих водяных клещей (фаланга *Hydrachnidia*). Процессы, протекающие в организме клещей всех этих групп на протяжении их развития, остаются до настоящего времени во многом невыясненными. Так, в жизненном цикле краснотелок ошибочно документировали наличие лишь четырех стадий — яйца, личинки, нимфы и имаго (Ewing, 1944; Michener, 1946; Sasa, Miura, 1953). Считалось также, что покоящиеся стадии — это промежуточные (pre-pumph и pre-adult) и они аналогичны куколкам насекомых (Jones, 1950, 1954), в отличие от саркоптиформных клещей (Ситникова, 1960; Kanungo, 1971), а также и иксодовых (Балашов, 1963), у которых имеются как активные, так и в той или иной степени покоящиеся состояния в большинстве стадий, однако вторичные оболочки не развиваются. Вне зависимости от названий всеми исследователями признавалось наличие гистолитических и трансформационных процессов, и даже резорбция большинства органов и возвращение клеток к эмбриональному уровню (Wharton, Fuller, 1952) во время покоящихся стадий жизненного цикла.

Проведенные нами электронно-микроскопические исследования протонимф краснотелок показали, что процесс формирования покоящейся стадии в действительности начинается с аполизиса, т. е. с обычных линочных преобразований (см. рисунок), что ранее отрицалось.

Попытки теоретически переосмыслить процессы развития и природу покоящихся стадий у тромбидиформных клещей без выяснения деталей внутренней организации привели лишь к чрезмерной дробности и запутанности терми-

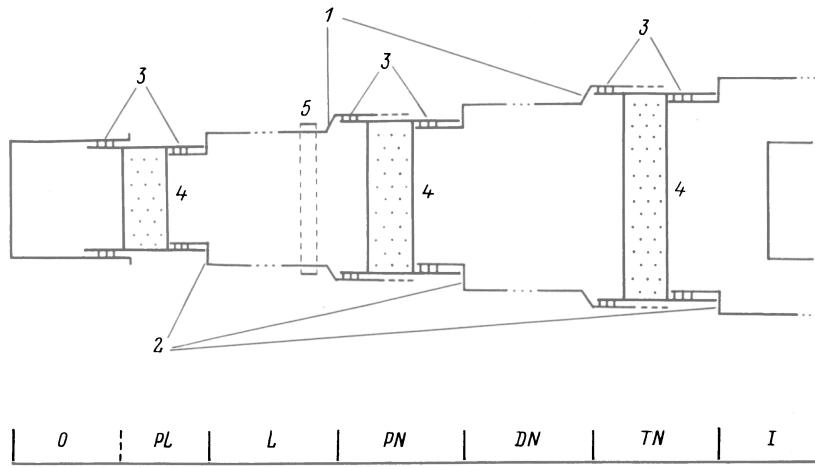


Схема последовательных стадий онтогенеза краснотелковых клещей на основе обновления и смены кутикулярного покрова.

1 — обездвиживание (аполизис); 2 — вылупление (экдизис); 3 — линька; 4 — интервал дифференциации собственно предличинки,proto- и тритонимфы; 5 — паразитирование личинок. Последовательные стадии развития: 0 — яйцо, *PL* — предличинка, *L* — личинка, *PN* — протонимфа, *DN* — дейтонимфа, *TN* — тритонимфа, *I* — имаго.

The scheme of sequential stages of ontogenesis of trombiculid mites on the basis of renewal and change of cuticular integuments.

нологии. Так, интервал развития между двумя линьками обозначается термином «стаза» (stase) (Grandjean, 1938; Hammen, 1964, 1968; Johnston, Wacker, 1967), а собственно животное в этот период либо этим же термином (Намтен, 1964), либо термином «возраст» (Ланге, 1960; Johnston, Wacker, 1967). При существенных морфологических различиях между возрастами предлагается использовать термин «фаза» (Ланге, 1960; Вайнштейн, 1977; Böttger, 1977). От широко используемого термина «стадия», как имеющего в основном физиологический смысл, было предложено отказаться (Намтен, 1964, 1968), хотя это и не встретило широкой поддержки (Böttger, 1977). Животное в промежутке между началом линьки и вылуплением — экдизисом обозначается термином «pharate» (Johnston, Wacker, 1967), происходящим из энтомологии (его определение см. у Sehnal, 1985), а в редуцированной покоящейся стадии развития — «калиптостазой», т. е. скрытой стазой (calyptostase) (Grandjean, 1938), является ли оно pharate или нет.

Согласно этим взглядам, значительная часть постэмбрионального развития у краснотелок и других паразитенгон представлена состоянием pharate, а их покоящиеся стадии являются calyptostatic instars (Johnston, Wacker, 1967; Mehlhorn, 1988). При всей этой терминологии остался совершенно невыясненным вопрос о характере морфофизиологической индивидуальности proto- и тритонимф и их длительности, т. е. интервале их существования, без чего все построения лишаются своего основания. Причем характерно, что состояние от обездвиживания предыдущего до вылупления следующего активного возраста авторы (Johnston, Wacker, 1967) тем не менее называют у краснотелок предличинкой, proto- и тритонимфой. Именно в связи с этим схема последовательной смены кутикул на протяжении жизненного цикла краснотелок, приведенная в их работе, ошибочна.

Предлагаемая нами схема (см. рисунок) имеет в основе схему упомянутых авторов (Johnston, Wacker, 1967), обладающую удобной наглядной формой, однако значительно усовершенствована с учетом полученных нами элек-

тронно-микроскопических данных. При ее рассмотрении видно, что строгость и даже смысл термина «*pharate*» относительно покоящихся стадий краснотелок, а также значение самой этой фазы в онтогенезе во многом утрачиваются.

Вопрос как раз и заключается в том, чтобы четко установить морфо-физиологическую индивидуальность покоящихся стадий, что и было показано нами при электронно-микроскопических исследованиях протонимф краснотелок. Строго говоря, только в отношении этого морфологического состояния употребимы термины прото- и тритонимфа. Однако в связи с весьма постепенными, внешне малодифференцируемыми преобразованиями, происходящими на протяжении покоящихся стадий, и во избежание терминологической путаницы уместно весь интервал покоящихся постларвальных стадий обозначать как прото- и тритонимфы, помня, что эти стадии в значительной степени редуцированы и имеют в онтогенезе значение калиптоэз.

Любые другие наименования — *pre-pumprh* и *pre-adult* (Jones, 1950, 1954), *pumprhophane* и *teleiophane* (Audy, Lavoipierge, 1966) или членение этих стадий на отдельные фазы или состояния по внешним признакам (Neal, Barnett, 1961; Böttger, 1977; Simonova, 1983) представляются нецелесообразными.

Исходя из определения фазы *pharate* для насекомых (Sehnal, 1985), этому состоянию у паразитенгон в наибольшей степени соответствуют уже сформированные, но не вылупившиеся стадии личинки, дейтонимфы и взрослого, некоторое время находящиеся под оболочками покоящихся предличинок, прото- и тритонимф соответственно (см. рисунок), а не сами покоящиеся стадии, как считается до настоящего времени (Mehlhorn, 1988). Наоборот, эти покоящиеся стадии в уже сформированном виде так или иначе освобождаются от покровов яйца, личинки или дейтонимфы, поэтому не могут удовлетворять определению фазы *pharate*.

Отсутствие маркированного экдизиса у покоящихся стадий затрудняет идентификацию этого возраста и зачастую ставит под сомнение его существование. В отношении клещей критерий вылупления, по-видимому, не может считаться решающим, о чем говорят и морфологические исследования. Положение о том, что экдизис маркирует начало следующего возраста (Locke, 1985; Sehnal, 1985), подтверждает наш вывод, что стадии прото- и тритонимфы нужно определять вплоть до вылупления следующих активных стадий. С другой стороны, начало покоящихся возрастов следует исчислять со времени обездвиживания, которое близко совпадает с аполизисом — началом формирования их покровов, поскольку выраженного экдизиса ни морфологически, ни во времени у них нет.

Таким образом, жизненный цикл тромбидiformных клещей представлен как моделью с относительно простой последовательностью интервалов пяти (или меньшего количества) свободноживущих стадий, следующих за эмбрионизированной предличинкой, так и моделью с морфологически сложным чередованием периодов активных и покоящихся стадий, а также и другими вариантами (Knulle, 1961; Ланге, 1984). Распространение всех этих моделей жизненных циклов в пределах подотряда *Actinopoda* и глубина морфологических преобразований в их ходе в связи со слабостью и фрагментарностью изученности группы остаются далеко не полностью выясненными. Для обозначения интервалов жизненного цикла между линьками, когда наружная форма тела не изменяется, но ткани претерпевают различные процессы в соответствии с индивидуальным развитием (Locke, 1985), как и самих периодов онтогенеза, целесообразно сохранить наиболее распространенный термин «стадия» (*stadium* или *stage*), допуская и его более широкое применение для обозначения эколого-физиологических состояний организма. Термин «фаза» применим для обозначения промежутков развития с рядом (или одной) стадий, отличающихся от других морфологически, и имеет подчиненное значение.

Здесь мы сознательно не касаемся анализа анаморфоза и сегментарного состава туловища у актинедид или хотя бы у краснотелок, поскольку этот чрезвычайно противоречивый вопрос, решаемый очень часто на основе лишь косвенных признаков (Захваткин, 1953; Knulle, 1961; Вайнштейн, 1978; Ситникова, 1978), находится несколько в стороне от целей настоящей работы. Можно лишь утверждать, что процесс онтогенетического развития в ходе жизненного цикла краснотелок не прерывается, в отличие от того что было предположено в отношении гипопусов тироглифид (Захваткин, 1953).

Допуская наличие в онтогенезе тех или иных групп тромбидиiformных клещей ряда возрастов у каких-либо стадий (например, дейтонимфальной), что делают многие авторы, мы неизбежно приходим к выводу о выпадении из онтогенетического развития одних структур — наружных сегментов, щитков или щетинок, и непрерывное онтогенетическое развитие других — внутренних органов (мозг, половые железы), что в действительности невозможно. Единственно верным будет признание того, что полноценные стадии онтогенетического развития ограничиваются исключительно линьками.

ОНТОГЕНЕЗ И МЕТАМОРФОЗ

Проблема метаморфоза — краеугольная в понимании и интерпретации онтогенеза тромбидиiformных клещей. Ее разрешение позволяет ответить на многие ключевые вопросы, связанные с филогенией, сравнительной анатомией и, возможно, систематикой данной группы паукообразных.

Критерии и трактовки метаморфоза у членистоногих животных различны. Под метаморфозом понимают либо простое изменение формы тела в процессе развития (Wald, 1981) и процесс трансформации более ранней стадии в более позднюю (Highnam, 1981), либо сложный процесс интенсивного морфогенеза на протяжении одной или двух линек и реализации потенциала развития взрослого организма, когда особь на протяжении жизни адаптирована к существованию в более чем одной экологической нише (Locke, 1981, 1985; Sehnal, 1985). В наиболее общем виде сущность метаморфоза заключается в том, что развивающаяся особь претерпевает в течение жизни существенную перестройку своей морфологической организации и особенностей биологии (Бей-Биенко, 1980).

Признавая специфику метаморфоза для любой из групп животных, для конкретизации этого понятия будем все же принимать, что метаморфоз — это кардинальное изменение организации особи, определяющееся в основном перераспределением морфофункциональной нагрузки различных органов и связанное с изменением среды обитания организма на разных фазах своего развития. Существование метаморфоза в онтогенезе тромбидиiformных клещей признается многими авторами (Ланге, 1960, 1984; Вайнштейн, 1975, 1977, 1978; Ситникова, 1978; Mehlhorn, 1988, и др.), однако сущность и детали этого явления оставались до недавнего времени неизвестными.

В результате изучения краснотелковых клещей в культуре, а также электронно-микроскопических исследований нами установлено, что в их развитии, как, очевидно, и у других клещей *Parasitengonae*, при формировании покоящихсяproto- и тритонимф происходит линька. Аполизис (Jenkin, Hinton, 1966) наблюдается в течение первых суток после обездвиживания активных стадий — напитавшихся личинок и дейтонимф.

Процесс последующей линьки не завершается выраженным экдизисом, т. е. вылуплением proto- или тритонимф. Отслоившаяся кутикула сходит постепенно и фрагментарно, что внешне практически незаметно и не препятствует жизнедеятельности покоящихся стадий. Таким образом, первый линочный цикл каждой из покоящихся стадий не имеет четкого дифференцированного завершения.

Протонимфа обладает редуцированными ротовым аппаратом и ходными ногами, видоизмененным комплексом альвеолярных слюнных желез, тогда как мозг, трубчатые железы, средняя кишка и экскреторный орган в процессе линьки не претерпевают существенных трансформационных изменений.

Начало второго линочного цикла по времени приходится приблизительно на середину покоящейся стадии, скрыто под ее кутикулой, а иногда и под предшествующей линочной шкуркой, и поэтому не дифференцируется, т. е. внешне незаметно. Этот второй линочный цикл охватывает весь последующий период существования покоящихся стадий, сопровождается определенными преобразованиями и завершается четко выраженным экдизисом — вылуплением активных стадий (личинок, дейтонимф и имаго) из сбрасываемых линочных шкурок предшествующих покоящихся стадий развития. Отсюда видно, что существование покоящихся стадий с момента обездвиживания до вылупления последующих стадий сопровождается двумя линочными циклами, первый из которых имеет выраженное начало (аполизис), близко совпадающее с обездвиживанием, но не имеет дифференцированного завершения, а второй не имеет внешне морфологически дифференцированного начала, но обладает ясно выраженным завершением — экдизисом. В свете полученных данных становится понятным, что морфофизиологическая индивидуальность прото- и тритонимф, в значительной степени редуцированных, ограничена весьма узким промежутком времени — ближе к началу этих стадий — и внешне не определяется (см. рисунок). Остальное время занято процессами линек. Это обстоятельство вводило в заблуждение предшествующих исследователей, как правило, трактовавших покоящиеся стадии как куколочные, т. е. по аналогии с насекомыми целиком занятые внутренними перестройками и формообразующими процессами (Jones, 1950, 1954; Sasa, Miura, 1953; Ланге, 1984). Истинная фаза куколки у паразитенгон отсутствует, а существование покоящихся стадий скорее отражает филогенетический процесс по пути сокращения сроков постэмбрионального развития (Knülle, 1961; Böttger, 1977).

Так же точно, как и при линьке иксодовых клещей (Балашов, 1963), у краснотелок и, по-видимому, многих других близких групп, при переходе от одной стадии или даже фазы развития к другой, наблюдается отсутствие процессов гистолиза в большинстве органов. Отсюда ясно, что циклические изменения при линьках у краснотелковых клещей, а может быть, и у всех паразитенгон, оказываются принципиально сходными с таковыми у тироглифид (Капунго, 1969, 1971) или иксодид (Балашов, 1963). Таким образом, глубина процессов, происходящих при так называемом метаморфозе, у тромбидиiformных клещей не больше, чем при обычных линьках других клещей, например иксодовых.

Истинный метаморфоз, наблюдающийся у насекомых, прежде всего характеризуется развитием скрытых в имагинальных зачатках структур, необходимых для обитания в среде, отличной от среды обитания личинок (Highnam, 1981; Sehnal, 1985). По обоим этим критериям развитие клещей субкогорты *Parasitengonae* также не соответствует метаморфозу. Особенно если учесть, что среда обитания личинок, в отличие от того что считали ранее (Вайнштейн, 1977, 1978), практически та же, что и у нимф и взрослых, поскольку относительно непродолжительный в большинстве случаев срок паразитирования на членистоногом или позвоночном не может расцениваться как действительная смена среды обитания.

Поскольку при развитии краснотелок дифференциация нервной и половой систем происходит непрерывно, что связано с их чрезвычайно важными функциями на протяжении всей жизни особи, то ни о каком выпадении покоящихся стадий из онтогенеза (Вайнштейн, 1977, 1978) говорить не приходится, а имеет место лишь выпадение активных периодов (Ситникова, 1978).

Вайнштейн трактует выпадение как сведение активных стадий до калиптостаз, что неверно, поскольку истинное выпадение — это полное исчезновение тех или иных стадий развития в ходе эволюции, что наблюдается у многих тромбидиформных клещей. Причину метаморфоза у *Parasitengonae*, т. е. значительного различия между личинками и половозрелыми особями, Вайнштейн видит именно в так называемом выпадении промежуточных стадий, что логически несостоит, так как филогенетическая потеря тех или иных стадий онтогенеза еще не может свидетельствовать о морфологическом или экологическом различии между стадиями. Это подтверждается кажущимся «выпадением» тритонимфы краснотелок, когда дейтонимфа и взрослая форма гомоморфны. Не выпадение промежуточных стадий приводит к метаморфозу, а именно сам метаморфоз есть эволюционная концентрация развития вследствие изменения среды обитания имаго и ведет к прогрессивному сокращению количества стадий (Sehnal, 1985). Тогда как в развитии тромбидиформных клещей осуществляется тенденция к простому сокращению числа стадий за счет их редукции, при этом не исключен и анаморфоз.

Таким образом, поскольку в развитии краснотелковых и, по-видимому, других близких групп тромбидиформных клещей трансстадиальный морфогенез и перераспределение функций органов не происходят, организация фаз развития и среда их обитания существенно не меняются и, более того, индивидуализированы покоящиеся стадии; метаморфоза, в том понимании, как мы его определили ранее, в их онтогенезе нет.

ОНТОГЕНЕЗ И МОРФОЛОГИЯ

На основе наших исследований краснотелковых клещей можно констатировать чрезвычайно низкий уровень системной интеграции их тканей, многие из которых не претерпевают существенных изменений на протяжении индивидуального развития и являются полифункциональными, т. е. выполняют задачи, свойственные разным органам более высокоорганизованных животных. В этом проявляются как филогенетические особенности данной группы, так и явления адаптивного свойства вследствие так называемого внекишечного пищеварения и замыкания кишечника.

Следовательно, у представителей субкогорты *Parasitengonae* наряду с некоторым вторичным упрощением их организации (Беккер, 1959, 1960а, 1960б) наблюдается значительная исходная примитивность. Возможно, именно это свойство позволило их представителям освоить самые разные среды обитания. В отношении всей этой группы наиболее общий вопрос о том, где граница между филогенетической прогрессивностью, вторичным упрощением и исходной примитивностью, пока не может быть удовлетворительно разрешен.

ОНТОГЕНЕЗ И ПАРАЗИТИЗМ У *PARASITENGONAE*

Попытаемся проследить возможное влияние паразитизма на онтогенез и их взаимосвязь. Исходя из представления о том, что первоначально переход к паразитизму осуществляется на всех активно питающихся фазах жизненного цикла членистоногого либо только на одной из них (Беклемишев, 1970), не совсем понятно, почему у краснотелок, тромбидиид и водяных клещей не перешли к паразитированию сразу все фазы. Это можно объяснить либо разным характером питания личинок и последующих фаз, либо, и это более вероятно, характером жизненного цикла, а именно: при становлении паразитизма у личинок уже существовал гетероморфизм и покоящиеся стадии развития. Следовательно, личиночный паразитизм у этих групп сформировался уже позднее дифференциации их онтогенеза, о чем свидетельствует и наличие

покоящейся непаразитической предличинки, т. е. паразитизм установился позже времени эмбрионизации этой стадии.

Предполагаемая неотения у краснотелок рода *Vatacarus*, паразита дыхательных путей морских змей, т. е. размножение личинок (Вайнштейн, 1977), явление лишь кажущееся, поскольку на самом деле происходит не только вылупление взрослого клеща из оболочки личинки, но и внутри нее обнаружены оболочки всех предшествующих стадий развития (Audy e. a., 1972). Таким образом, в стадию размножения вступают взрослые клещи, отпадения конечных стадий нет, а само развитие сильно видоизменено вследствие характерных особенностей паразитирования этих клещей. Здесь наблюдается истинная смена среды обитания, что приводит к изменению как морфологии (неосомия), так и онтогенеза. То же самое, кстати, наблюдается и в развитии тромбидиформных клещей подсем. *Speleognathinae* (сем. *Egeynetidae*), переходящих к стационарному паразитированию на позвоночных (Baker, 1973).

Чрезвычайно существенно, что ни одна морфологическая особенность эктопаразитических личинок, какими является подавляющее большинство краснотелок, не указывает на необходимость паразитизма. Пищевая специализация к белковому субстрату и организация их кишечника в онтогенезе не изменяются, поэтому даже комплекс слюнных желез у них не приобретает отличительных адаптивных особенностей. Кроме того, у краснотелок отсутствует и строгая видоспецифичность, что изначально обусловлено пастищным характером нападения на прокормителей (Беклемищев, 1970) и непродолжительной эволюцией паразитарных связей. Отсюда ясно, что в эволюции краснотелок, а возможно, и других тромбидиформных клещей, паразитизм представляет собой относительно молодое явление.

Таким образом, личночный паразитизм у тромбидиформных клещей не оказывает непосредственного влияния на их онтогенез.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По-видимому, *Actinedida* отделились от ствола *Acariformes* раньше других двух крупных групп — *Oribatida* и *Acarida* (Krantz, 1978) и, следовательно, несут в организации и развитии определенные изначальные черты, а именно: мешковидный кишечник с экскреторным задним отделом средней кишки, грызущий ротовой аппарат и жизненный цикл с пятью свободно-живущими преимагинальными стадиями. В этом случае эволюция могла происходить только по пути специализации в дифференциации разных групп в рамках весьма незначительного вторичного упрощения общей организации и сокращения сроков онтогенеза за счет эмбрионизации и редукции отдельных стадий. Комплекс слюнных желез специализировался в разных направлениях (например, паутинные железы тетрахиховых клещей), а ротовой аппарат преобразовался в колюще-сосущий. Возникновение паразитизма происходило, очевидно, независимо в разных группах и соответствовало общей организации и экологическим особенностям этих клещей.

Согласно этой точке зрения представители субкогорты *Parasitengonae* наиболее продвинуты среди групп подотряда *Actinedida*, тогда как весь этот подотряд не может рассматриваться как высший среди клещей, как считали некоторые авторы (Беккер, 1959; Ситникова, 1978). Однако нельзя согласиться и с утверждением, что фаланга *Trombidia* относится к низшим *Acariformes* (Ланге, 1960), что пытались доказать на основе степени эмбрионизации и сперматофорного оплодотворения. Эволюционную обоснованность той или иной точки зрения можно решить лишь на основе детального морфологического анализа онтогенеза представителей различных групп тромбидиформных клещей, что в основном является задачей будущего.

Основная эволюционная тенденция у *Actinedida*, которая многими иссле-

дователями видится в измельчании яиц, сокращении числа сегментов и уменьшении размеров тела, не может рассматриваться в отрыве от среды обитания этих клещей, в результате взаимодействия с которой формируются также и частные адаптивные черты их организации. Становление специализации во многих группах облегчалось благодаря исходному плану строения и низкой системной интеграции тканей их представителей, что обусловило чрезвычайную экологическую пластичность тромбидиформных клещей. Поэтому в морфологии представителей разных их групп тесно переплетаются как принципиальные филогенетически важные особенности, так и носящие чисто адаптивное значение.

Следствием всех этих процессов явилась выработка эволюционно обусловленных, генетически детерминированных для каждой из групп тромбидиформных клещей типов онтогенеза, расшифровка деталей которых и познание истоков являются предметом еще многих исследований.

Список литературы

Балашов Ю. С. Анатомо-гистологические особенности линьки клеша *Nyhalomma asiaticum* (Acarina, Ixodoidea) // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 3. С. 345—358.

Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. М., 1980. 416 с.

Беккер Э. Г. К вопросу о естественности отряда Acarina // Тр. ин-та морфол. жив. АН СССР. 1959. Вып. 27. С. 151—162.

Беккер Э. Г. К эволюции онтогенеза у клещей // Науч. докл. Высш. шк. 1960а. № 4. С. 19—26.

Беккер Э. Г. Систематика и сравнительная анатомия в решении вопроса о филогении клещей (Acarina). Сообщ. 1. К критике мнения акарологов-систематиков о полифилии отряда Acarina // Вестн. МГУ. 1960б. № 4. С. 13—20.

Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.

Бэккер Э., Уартон Г. Введение в акарологию. М., 1955. 474 с.

Вайнштейн Б. А. Онтогенез и некоторые вопросы систематики акариiformных клещей (Acariformes) // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 4. С. 526—532.

Вайнштейн Б. А. Эволюция онтогенеза акариiformных клещей. Морфология и диагностика клещей. Л., 1977. С. 5—16.

Вайнштейн Б. А. Система, эволюция и филогения тромбидиформных клещей. Определитель обитающих в почве клещей Trombidiformes. М., 1978. С. 228—244.

Захваткин А. А. Исследования по морфологии и постэмбриональному развитию тироглифид (Sarcophytiformes, Tyroglyphoidea) // Сб. науч. работ. М., 1953. С. 19—120.

Ланге А. Б. Предличинка клещей отряда Acariformes и ее особенности у палеакарид (Palaearcariformes) // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 12. С. 1819—1834.

Ланге А. Б. Подтип Хелицеровые (Cheliceraata). Жизнь животных. Т. 3. М., 1984. С. 8—108.

Ситникова Л. Г. Предличинка у Oribatei // Паразитол. сб. 1960. Вып. 19. С. 220—236.

Ситникова Л. Г. Основные направления эволюции клещей (Acaris) и вопрос об их монофилии // Энтомол. обзор. 1978. Т. 57, вып. 2. С. 431—457.

Audy J. R., Lavoie G. M. Parasitic mites. Insect colonization and mass production. N. Y.; London: Acad. Press, 1966. P. 25—48.

Audy J. R., Radovský F. J., Vergammen-Grandjean P. H. Neosomy: radical intrastadial metamorphosis associated with arthropod symbioses // J. Med. Entomol. 1972. Vol. 9, N 6. P. 487—494.

Baker R. A. Notes on the internal anatomy, the food requirements and development in the family Ereyetidae (Trombidiformes) // Acarologia. 1973. Т. 15, fasc. 1. P. 43—52.

Böttger K. The general life cycle of fresh water mites (Hydrachnella, Acari) // Acarologia. 1977. Vol. 18, fasc. 3. P. 496—502.

Ewing H. E. The Trombiculid mites (chigger mites) and their relation to disease // J. Parasitol. 1944. Vol. 30, N 6. P. 339—365.

Grandjean F. Sur l'ontogenie des Acariens // C. R. Acad. Sci. 1938. Т. 206, N 4. P. 146—150.

Hammen L. The morphology of *Glyptolaspis confusa* (Foà, 1900) (Acarida, Gamasina) // Zool. Verh. 1964. N 71. P. 1—56.

Hammen L. Introduction générale à la classification, la terminologie, morphologique, l'ontogénèse et l'évolution des Acariens // Acarologia. 1968. Т. 10, fasc. 3. P. 401—412.

Hammen L. L'évolution des Acariens et les modèles de l'évolution des Arachnides // Acarologia. 1975. Т. 16, fasc. 3. P. 377—381.

Henking H. Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* Herm. // Z. Wiss. Zool. 1882. Bd 37, H. 4. S. 553—663.

Hignam K. C. A survey of invertebrate metamorphosis. *Metamorphosis: A problem in developmental biology* / Ed. by L. I. Gilbert a. E. Frieden. 2nd. ed. N. Y.; London: Plenum press, 1981. P. 43—73.

Jenkin P., Hinton H. E. Apolysis in arthropod moulting cycle // *Nature*. 1966. Vol. 211, N 5051. P. 871.

Johnston D. E., Wacker R. R. Observations on postembryonic development in *Eutrombicula splendens* (Acarina-Acariformes) // *J. Med. Entomol.* 1967. Vol. 4, N 3. P. 306—310.

Jones B. M. Acarine growth: a new ecdysial mechanism // *Nature*. 1950. Vol. 166, N 4230. P. 908—909.

Jones B. M. On the role of the integument in Acarine development and its bearing on pupation // *Quart. J. Microscop. Sci.* 1954. Vol. 95, pt. 2. P. 169—181.

Kanungo K. Acarine molting — the migration of hemocytes through the epidermis of *Caloglyphus berlesei* // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1969. Vol. 62, N 1. P. 155—157.

Kanungo K. Histology of nymphal muscles during molting of an acarid mite *Caloglyphus berlesei* // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1971. Vol. 64, N 1. P. 195—202.

Knulle W. Primitivstruktur und Evolution einiger Charactere der Acariformes // *Zool. Anz.* 1961. Bd 167. H. 1, 2. S. 10—15.

Korschelt E., Heider K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere // *Spec. Theil.* 1892. Hf. 2. S. 309—908.

Krantz G. W. A manual of acarology. 2nd. ed. Corvallis: Oregon state univ. book stores, 1978. 509 p.

Locke M. Cell structure during insect metamorphosis. *Metamorphosis: A problem in developmental biology* / Ed. by L. I. Gilbert a. E. Frieden. 2nd. ed. N. Y.; London: Plenum press, 1981. P. 75—103.

Locke M. A structural analysis of post-embryonic development. Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology. Vol. 2. Postembryonic development. (Eds. G. A. Kerkut, L. I. Gilbert). Oxford: Pergamon Press, 1985. P. 87—149.

Mehlhorn H. Parasitology in focus. Facts and trends. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1988. 926 p.

Michener C. D. Observations on the habits and life history of a chigger mite, *Eutrombicula batatas* (Acarina: Trombiculidae) // *Ann. Ent. Soc. Amer.* 1946. Vol. 39, N 1. P. 101—118.

Neal T. G., Barnett H. C. The life cycle of the scrub typhus chigger mite, *Trombicula akamushi* // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1961. Vol. 54, N 2. P. 196—203.

Reuter E. Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden // *Acta Soc. Sci. Fenn.* 1909. Bd 36, H. 4. S. 1—287.

Sasa M., Miura A. Studies on the life history of *Tsutsugamushi* (Trombiculid mites) of Japan in the laboratory // *Jap. J. Exp. Med.* 1953. Vol. 23, N 2. P. 171—185.

Sehnal F. Growth and life cycles. Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology. Vol. 2. Postembryonic development. (Eds. G. A. Kerkut, L. I. Gilbert). Oxford: Pergamon Press, 1985. P. 2—86.

Simonová V. Developmental cycle of chiggers under laboratory conditions // *Fol. Parasitol.* 1983. Vol. 30, N 1. P. 79—87.

Trägårdh I. Acariden aus Ägypten und dem Sudan // *Res. Swed. Zool. Exp. to Egypt and the White Nile*, 1901. Pt. 2. 1904. P. 1—124.

Wald G. Metamorphosis: an overview. *Metamorphosis: A problem in developmental biology* / Ed. by L. I. Gilbert a. E. Frieden. 2nd. ed. N. Y.; London: Plenum press, 1981. P. 1—39.

Walter C. Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung bachbewohnender Milben // *Ver. nat. Ges.* 1917. Bd 28, H. 2. S. 148—164.

Wharton G. W. Observations on *Ascoschöngastia indica* (Hirst, 1915) (Acarinida: Trombiculidae) // *Ecol. Monogr.* 1946. Vol. 16, N 3. P. 151—184.

Wharton G. W., Fuller H. S. A manual of the chiggers. The biology, classification, distribution and importance to man of the larvae of the family Trombiculidae (Acarina) // *Mem. Ent. Soc. Wash.* 1952. N 4. 185 p.

ON THE ONTOGENESIS OF TROMBIDIFORM MITES (ACARIFORMES: ACTINEDIDA)

A. B. Shatrov

Key words: trombidiform mites, Trombiculidae, ontogenesis, life cycle, metamorphosis

S U M M A R Y

Some aspects of the ontogenesis of trombidiform mites belonging to the subcohort Parasitengonae are considered from the point of view of terminology, phylogeny, metamorphosis, life cycle, parasitism, etc. On the basis of morphological analysis of the development of trombiculid mites (Trombiculidae) the original scheme of sequential stages of their ontogenesis is suggested. It is shown that progressive process of the ontogenetic development is uninterrupted throughout the whole life cycle of these mites. The quiescent stages of the life cycle of Parasitengonae are not analogous to those of insect's pupa. The beginning and end of these stages are accompanied by two common molting cycles. However, the whole period of existence of quiescent stages should be named proto- and tritonymph. As transphasic morphogenesis does not occur in the development of Parasitengonae, morphological organization of developmental phases and their environment are not radically transformed, and quiescent stages exist as individual ones, metamorphosis in their ontogenesis does not take place. The pharate phase in the development of Parasitengonae corresponds to the already formed but not yet hatched larva, deutonymph and imago rather than to quiescent stages. The universal terms «stage» and «phase» are recommended for characterization of the development of trombidiform mites while the other terms should be rejected. Thesis that parasitism of larvae within Parasitengonae is evolutionally a younger phenomenon than the formation of initial organization of Actinedida and differentiation of their ontogenesis is also discussed. At the same time it is necessary to note that morphological organization of Actinedida in different branches shows a low level of system integration of their tissues.
